Die Placenta von *Microcebus murinus* Miller[1]

Von Rosemarie Reng

Aus dem Naturhistorischen Museum Bern
Direktor: Prof. Dr. W. Huber

Eingang des Ms. 27. 8. 1976

Einleitung

In der vergleichenden Anatomie wird der Mausmaki der Gruppe der Lemuridae (Lemuroidea, Primates) zugeteilt. Die ältesten Untersuchungen über die placentare Situation der Halbaffen basieren auf Forschungsergebnissen von Milne-Edwards (1871, 1875) und Turner (1876); sie haben deren Placentationsform als typisch epithelio-chorial beschrieben und die Lemuren somit den Adeciduata zugeordnet.

Jenkinson (1915) stellte sich die Frage, ob die Lemuren nicht überhaupt vom Stamm der Primaten abgetrennt und ganz der Gruppe der Adeciduata zugerechnet werden sollten. In zahlreichen Untersuchungen bestätigten und bekräftigten Hill und sein Arbeitskreis (Hill und Burne 1922; Hill et al. 1928; Hill 1932) in einer bedeutenden Zusammenfassung den epithelio-chorialen Charakter der Lemurenplacenta. Sowohl Grosser (1927) als auch Starck (1956) haben sich dieser Lehrmeinung angeschlossen, obwohl bisher für die Reifplacenta und ihre Entwicklung von *Microcebus* selbst keine mikroskopischen Schnittserien zur Verfügung standen. Nach meinen Beobachtungen trifft nun diese Generalisation für *Microcebus* nicht zu. Diese Ansicht stützt sich auf im Jahre 1970 von Dr. R. D. Martin (Department of Anthropology, University College London) erhaltene Mausmaki-Uteri, die von ihm in Madagascar gesammelt worden waren.

Material und Methode

Die Fixation der 17 zweihörnigen Fruchtkörper erfolgte in Neutralformol. Nach Einbettung der Uteri in Paraffin wurden Schnittserien mit einer Schnittdicke von 8 mμ erstellt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Mit Hilfe des Lichtmikroskopes wurde mangels einer Normentafel anschließend versucht, das jeweilige Entwicklungsstadium der Embryonen zu bestimmen und damit den Entwicklungsgrad der Placenta zu koordinieren. Die effektive Tragzeit der in der freien Wildbahn gefangenen Tiere ist unbekannt, so daß nur die jeweilige Phasenzugehörigkeit von Frucht und Placenta festgehalten werden konnte.

Ergebnisse

Das jüngste Keimstadium (*Microcebus* T 8 re) der Martinschen Objekte begegnet uns bereits als Blastocyste in utero, dessen beide Hörner makroskopisch gleichmäßig verdickt erscheinen. An der noch von der Membrana pellucida umgebenen Blastocyste ist der Embryonalknoten deutlich gegenüber der einschichtigen Trophoblasthülle abzugrenzen. Die Keimblase hat sich mit ihrem Embryonalpol gegen eine schüsselförmige

[1] Arbeit unter Leitung von Prof. Dr. med. F. Strauss.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 201—214
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Schleimhautbucht ausgerichtet, an der jedoch keinerlei Zeichen einer Adhäsion oder gar materne Veränderungen im Sinn der Praeimplantation erkennbar sind (Abb. 1); sie darf somit als temporäre Erscheinung angesehen werden. Das Endometrium wird

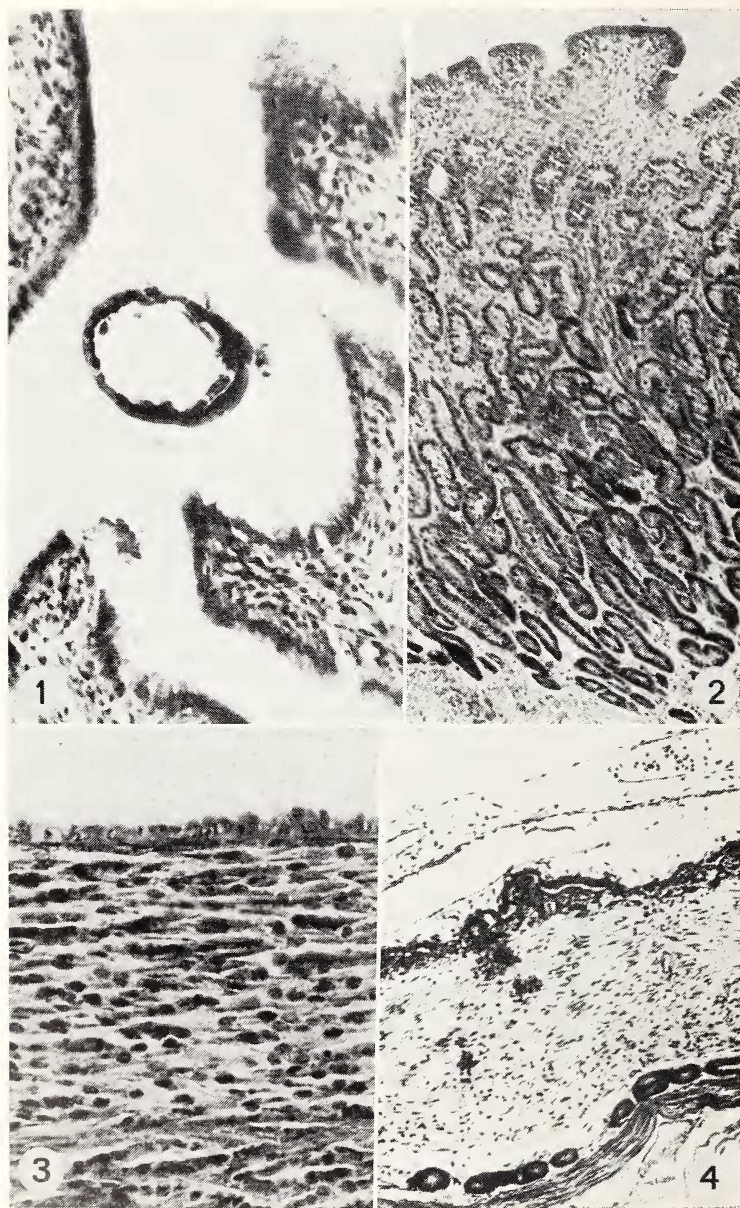


Abb. 1. Freie Blastocyste in utero (Ser. T_8re, Schnitt 13/3/1; Vergr.: 250fach). — *Abb. 2.* Zonale Endometriumgliederung des frühgraviden Uterus (T_8li, 7/3/4; 100fach). — *Abb. 3.* Stark gedehntes Endometrium des Nidationsareales mit dadurch im Vergleich zu Abb. 1, 2 abgeflachter innerer Oberfläche (S_7re, 13/6/3; 250fach). — *Abb. 4.* Übersicht: gedehntes und aufgelockertes Endometrium mit ihm aufliegendem Chorion (T_5, 39/4/3; 100fach)

in dieser Phase generell von einem dichten, einschichtig-hochprismatischen Epithel abgedeckt, dessen Zellen mit basal liegenden Kernen sich einzeln vorwölben. Das uterine Oberflächenepithel ruht auf einer ziemlich kompakten Bindegewebsschicht, die bis nahe unter die Schleimhautoberfläche von zahlreichen, dicht gedrängt stehenden und gewundenen Uterindrüsen durchzogen wird.

Im linken Uterushorn von T 8, das äußerlich gleich wie das rechte aussah, waren weder Blastocysten noch jüngere Entwicklungsstadien zu finden. Das Schleimhautbild beider Hörner ist jedoch völlig identisch; aufgrund der endometralen Befunde ist die Mucosa uteri als in der Sekretions-(Lutein-, praegraviden) Phase befindlich zu betrachten. Die Analyse des Endometriums dieses Stadiums läßt in Erweiterung der sonst bei den Eutheria üblichen Gliederung infolge der hier jetzt charakteristischen, mächtigen Drüsenschicht folgende zonale Gliederung vornehmen: die sehr schmale subepitheliale Zona compacta geht in die vergleichsweise nicht besonders breite, gut gefüllte Kapillaren enthaltende Zona spongiosa über, auf welche eine hohe, von lockerem Bindegewebe durchsetzte Zona glandularum folgt, die etwa $^2/_3$ der ganzen Schleimhauthöhe einnimmt. Eine wiederum schmale Zona basalis schließt gegen das Myometrium hin ab (Abb. 2). Das Endometrium ist noch nicht zur geweblichen Kontaktnahme mit der Keimblase bereit, welche das ihrerseits durch die Umhüllung mit der Membrana pellucida auch verhindert. Aufgrund dieser Feststellungen befindet sich die Blastocyste im Vorkontaktstadium, wie dies Leiser (1975) für die Nidation des Rinderkeimes zeigen konnte.

In der nun folgenden Phase hat sich der orthomesometral implantierte Keim (S 7 re. und lks.) schon zu einem Embryo mit 14 Somitenpaaren entwickelt.

Das Uteruslumen ist im Vergleich zum vorangehenden Stadium stark erweitert, wodurch die Höhe des Endometriums beträchtlich abgenommen und die ehemals breite Zona glandularum sich auf 2 bis 3 Lagen von Drüsenquerschnitten reduziert hat. Infolge der uterinen Dehnung wurde das materne Oberflächenepithel lumenseitig glattrandig und seine Zellen kubisch bis niedrig-prismatisch. Das Chorion, das vorwiegend nur aus einem einschichtig-prismatischen bis kubischen Trophoblast mit zarter Bindegewebsunterlage besteht, hat sich stellenweise der Uterusmucosa angelegt (Abb. 3). An der uterinen Implantationsstelle sind die subepithelialen Bindegewebszellen leicht vergrößert, während das sie bedeckende Epithel hochprismatisch ist; die Epithelzellen der Gegenseite sind kubisch und das unterliegende Bindegewebe erscheint morphologisch nicht verändert. An den chorio-uterinen Kontaktorten läßt das mütterliche Epithel gewisse Auflösungserscheinungen erkennen: einzelne Zellen sind von dem hier mehrschichtigen und von einzelnen Riesenzellen durchsetzten Trophoblast aufgenommen. In den übrigen Abschnitten ist der Kontakt zwischen Nährblatt und mütterlichem Oberflächenepithel noch sehr locker. Die Innenauskleidung des Chorions erfolgt durch den fetale Blutgefäße führenden Dottersack. Infolge der Aufnahme der ersten, engeren feto-maternen Gewebsbeziehung darf diese Phase als Appositionsstadium angesehen werden, in welchem bei dem vorhandenen epitheliochorialen Kontakt schon eine der Abfuhr der Histotrophe dienende omphalo-choriale Verbindung besteht. Gegen Ende dieser Phase vergrößern sich die Zellen der subepithelialen Bindegewebszone (Zona compacta endometrii), wodurch die anfangs mächtige Drüsenschicht vermehrt komprimiert wird.

Mit dieser, die Anlagerung abschließenden Entwicklungsphase wird die erste Stufe (T 5) des Placentationsstadiums erreicht. Der jüngste, hierher gehörige Embryo weist nur 12 Somitenpaare auf, ist aber aufgrund der Morphogenese seiner Organanlagen dennoch weiter entwickelt als der Keim S 7 re. Seine Urniere ist ausgebildet und in ihrer Nachbarschaft die Anlage der Genitalleiste erkennbar. Mit Ausnahme des noch kleinen und sehr weiträumigen Leberblastems sind am Darmrohr keine Differenzierungen festzustellen. Ähnlich verhält sich der Herzschlauch, an dem erst

der cranial gerichtete Aufstieg des venösen Schenkels einsetzt. Auch die 4 Extremitätenknospen sind noch völlig undifferenziert.

Infolge des gegenüber dem vorangehenden Entwicklungsstadium vermehrten Fruchtwachstums und der Ausdehnung der Amnionhöhle kommt es zu weiterer Dehnung des Uterushornes, wodurch das Myometrium in seiner Höhe stark reduziert wird, während sich die spongiöse Schicht des Endometriums vermehrt auflockert, dadurch höher wird und deutliche, bis nahe unter das Oberflächenepithel reichende, mütterliche Gefäßstraßen erkennen läßt. Durch die Längs- und Querdehnung des Fruchtträgers hat auch die in der Vorphase bereits in ihrer Höhe reduzierte Drüsenschicht eine weitere Verschmälerung auf etwa 2 Lagen erfahren (Abb. 4). Das in dieser Phase praktisch flache, uterine Oberflächenepithel ist überall in innigem Kontakt mit dem hochprismatischen Cytotrophoblast, der einem gut ausgebildeten und von zahlreichen omphaloiden Blutgefäßen versorgten Chorionbindegewebe aufliegt. An

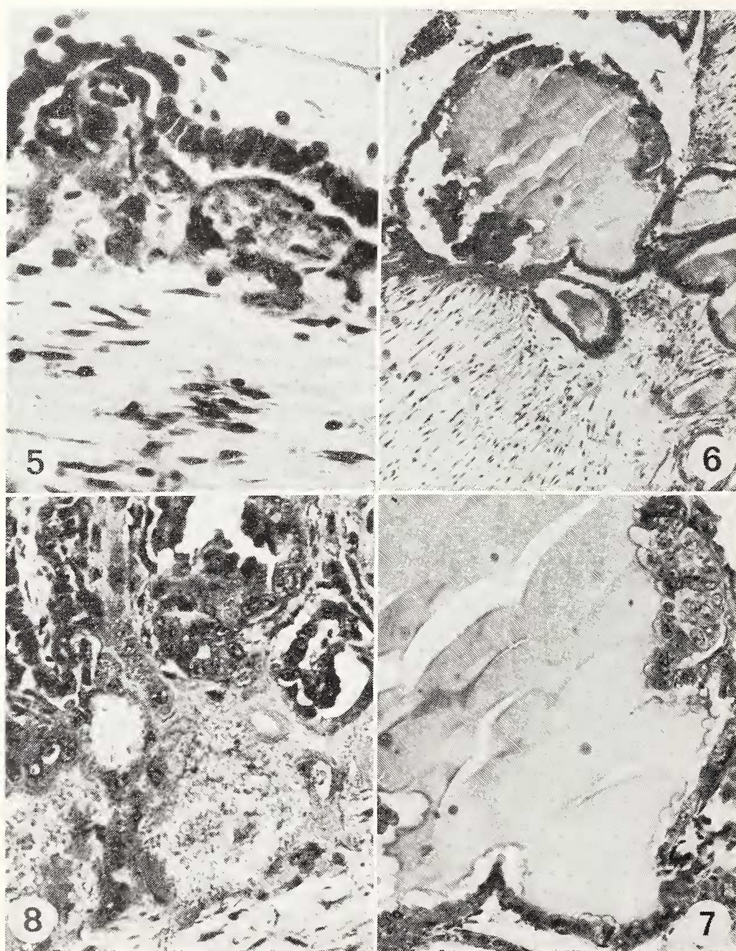


Abb. 5. Einsetzende endometrale Reaktion auf anliegenden Cytotrophoblast (T_5, 39/4/3; 400fach). — *Abb. 6.* Chorionblase mit einmündenden Uterindrüsen (T_6C li a, 46/1/3; 100fach). — *Abb. 7.* Deutliche resorptive Aktivität des Chorionepithels — Detail aus Abb. 6 (250fach). — *Abb. 8.* Beginnende Ausbildung einer Durchdringungszone mit Blutextravasaten (T_4re, 77/3/1; 250fach)

mehreren Stellen innigen Kontaktes von Chorion und Endometrium dringt der Trophoblast vorerst oberflächlich und unter Verlust ihres Epithels in die mütterliche Schleimhaut ein. Dabei ist häufig nicht zu unterscheiden, welche Zelle dem Chorionepithel und welche dem maternen Epithel angehört (Abb. 5); von diesem sind auch einzelne Elemente vom Trophoblast aufgenommen.

In der maternen, subepithelialen Bindegewebszone finden sich bizarr geformte und dicht gelagerte Riesenzellen mit entsprechend großen und dichten Kernen. Infolge der am gesamten Untersuchungsgut vorgenommenen Übersichtsfärbung läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese Zellen als Syntrophoblast (Arey 1959) dem Chorion angehören oder als deciduale Reaktion gewertet werden dürfen. In der Nachbarschaft dieser Zellen kommt es auch zum vermehrten Austritt lymphozytärer Rundzellen aus den mütterlichen Gefäßen. Aufgrund der topographischen Beziehung könnte es sich um eine mögliche materne Abwehrreaktion gegenüber dem vordringenden Trophoblast handeln. Einzelne kleine bis mittelgroße, mit Sekret gefüllte Chorionblasen, wie sie schon Turner beschrieben hat und wie sie für die Lemuren charakteristisch sind (Starck 1956), stehen mit Drüsenausführgängen in Verbindung. Der Zellraum des die Blasen auskleidenden, hochprismatischen Cytotrophoblasten ist von Granula erfüllt, so daß seine Kerne basal liegen (Abb. 6, 7).

Die beiden hier anschließenden Entwicklungsstadien T 6 B re. und lks. liegen entsprechend der Differenzierung ihrer Embryonen sehr nahe beieinander; beide weisen je 18 Somitenpaare auf. Das Darmrohr beginnt in beiden Früchten sich zu gliedern, so daß der Magen bereits erkennbar ist. Das Gehirn hat sich im Vergleich zu T 5 weiter entwickelt, außerdem haben sich die Riechschläuche gebildet und am Auge ist das Linsenbläschen entstanden. Als Exkretionsorgan dient noch die Urniere, am Herz zeichnet sich der Beginn der Kammerung ab und an den Extremitätenknospen hat soeben die Differenzierung eingesetzt. Als gegenüber dem Vorstadium weiter fortgeschritten ist *Microcebus* T 6 C lks. mit 20 Somitenpaaren zu betrachten. Bei ihm hat die Entwicklung der bleibenden Niere begonnen. Wolff'scher Gang und Genitalleiste sind unverändert und gut erkennbar. Der Darm, an dem die Drehung einsetzt, hat sich gegenüber T 6 B weiter gegliedert, während die größer gewordene Leber noch deutlich weitkammerig ist. Das Herz besitzt noch einen einheitlichen Vorhof, an dem jedoch ebenso wie an der gemeinsamen Kammer die fortschreitende Aufteilung nicht zu übersehen ist. Ebenso haben sich auch die Riechschläuche weiterdifferenziert, während am Auge aus dem Bläschen schon die Linse entstanden ist. An den Extremitätenknospen hat die Sonderung des Mesenchyms eingesetzt, ohne daß es bisher schon zur Bildung von Vorknorpel gekommen wäre.

Bei den Embryonen T 1 A, B und C mit ebenfalls 20 Somitenpaaren hat im Skelet die Chondrifikation begonnen, die Vormuskelmassen in den Extremitäten sind angedeutet, wobei die vordere Gliedmasse in gewohnter Weise der hinteren vorauseilt. Am Auge, in dem der Ciliarkörper noch fehlt, beginnt sich Pigment abzulagern. In den Lungen, deren Stroma noch relativ dicht ist, haben sich die Bronchien differenziert. Am Herz ist die Trennung des Atrium commune weit fortgeschritten, während der gemeinsame Ventriculus noch nicht deutlich getrennt ist. An der Zunge ist die typische Muskelanordnung schon gut zu erkennen und im Nabelstrang findet sich der physiologische Nabelbruch. Die reichlich Mitosen enthaltende Plica genitalis mit im Gegensatz zum Gartner'schen Gang sehr deutlichem Wolff'schen Gang ist gegen ihre Umgebung gut abgesetzt. Die bleibende Niere ist angelegt, aber noch nicht voll ausgebildet. Grundsätzliche Änderungen im placentaren Geschehen sind nicht erkennbar. Infolge des Vorrückens des Trophoblasten haben sich die Riesenzellen stark vermehrt (Abb. 8).

Ein sehr ähnliches Bild des embryonalen Entwicklungsstandes bietet *Microcebus* T 3 lks., wobei jedoch Differenzierung, Gliederung und Muskelbildung der Extremi-

täten gegenüber T 1 eindeutig fortgeschritten sind. Die Kammerung des Herzens ist nahezu abgeschlossen und das Lungenstroma aufgelockert.

Nicht wesentlich älter als ihre Vorstadien sind die Embryonen T 4 re. und lks. mit jeweils 20–21 Somitenpaaren. In der Augenentwicklung hat eine weitere Differenzierung stattgefunden: es hat sich eine einstweilen dünne Cornea gebildet, die

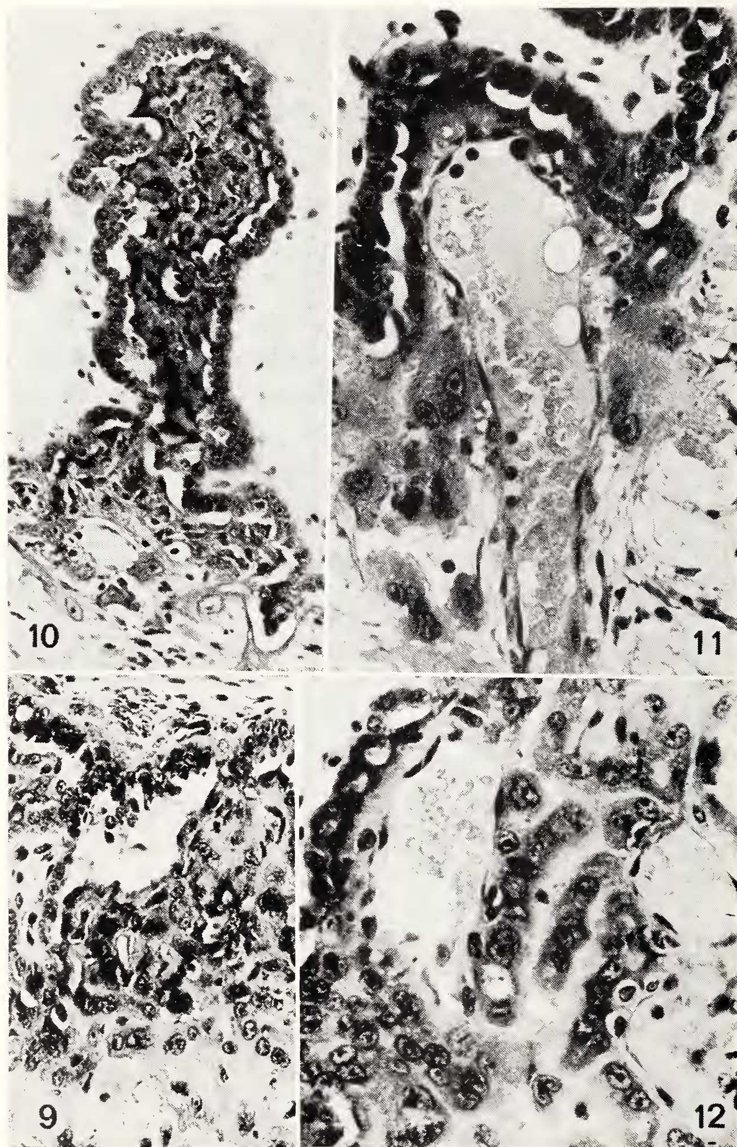


Abb. 9. Trophoblastische Aufspaltung des Endometriums — beginnende Decidualisierung (T3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 10.* Zottenförmiger, von Chorion umfaßter Deciduarest (T3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 11.* Trophoblast in unmittelbarer Nachbarschaft zu erweiterter, endometraler Kapillare (T3li, 52/3/2; 400fach). — *Abb. 12.* Durchdringungszone mit erweiterten, maternen Gefäßen und Riesenzellen (T3li, 43/3/1; 400fach)

Lidspalte ist geöffnet und der Ciliarkörper angelegt. Am Herz beider Embryonen ist jetzt die Kammerung praktisch beendet, obgleich die Ventrikel noch maschig sind. Das Lungenstroma ist locker. Die Nachnieren sind bei offenbar noch funktionstüchtiger Urniere groß und die Gonaden gerade in die Phase der Differenzierung einge-

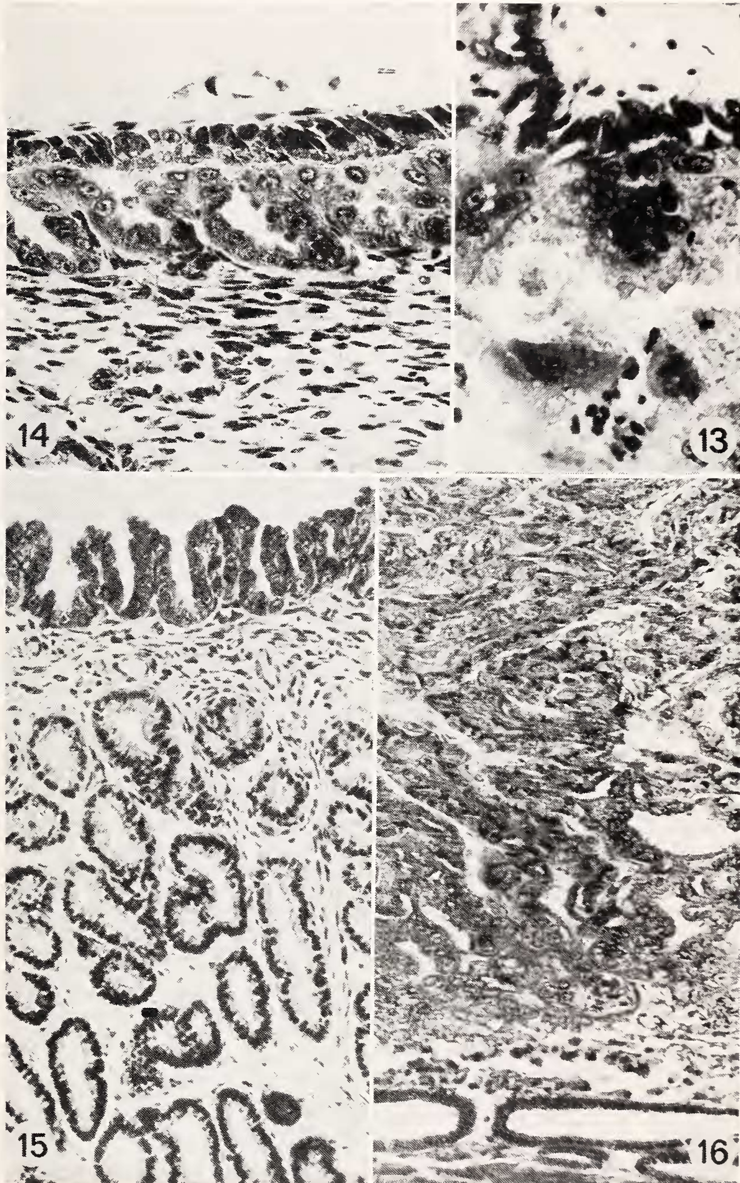


Abb. 13. Durchdringungszone mit Riesenzellen und Blutextravasaten (T_3li, 52/2/3; 400fach). — *Abb. 14.* Ausschnitt aus der epithelio-chorialen Ringplacenta (T_3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 15.* Extraplacentares Endometrium mit charakteristischer Epithelproliferation (T_3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 16.* Chorion in der Durchdringungszone nahe an die basale Drüsenschicht gelangt (T_6C li b, 182/1/1; 250fach)

treten. Die Zungenmuskulatur ist völlig gesondert und die einzelnen Skeletmuskeln sind leicht zu unterscheiden. Der physiologische Nabelbruch hat sich noch nicht zurückgezogen. Die Harnblase steht mit der Allantois in weit offener Verbindung und das Colon rectum mündet in die Kloake.

In dieser mittleren Entwicklungsperiode der Mausmaki-Embryonen treten in der feto-maternen Relation entscheidende Differenzierungen ein. Die uterine Innenfläche, die in den Vorstadien noch eher glatt war, weist nun an der feto-maternen Grenze in Form von Höckerbildungen eine erhebliche Oberflächenvergrößerung auf (Abb. 9). Die unmittelbar subepithelialen und dicht liegenden, maternen Bindegewebszellen der Zona compacta, die auf einem mehrschichtigen und lockeren Bindegewebspolster, der Zona spongiosa, ruhen, haben sich stark vergrößert. So wurde jene Schicht höher und stark wellig, ihre Bauelemente haben epitheloiden Charakter angenommen. So ist kaum daran zu zweifeln, daß das Endometrium eine intensive Decidualisierung erfährt. Von allen Seiten dringt das Chorionepithel in die mütterliche Schleimhaut ein, der jetzt vielerorts das Oberflächenepithel fehlt, und die durch das Vordringen des dunkelzelligen Syntrophoblasten bis gegen die Basis der decidualisiereten Zone stark zerklüftet wird (Abb. 10, 11). An der Decidua-Basis liegen vereinzelt mehrkernige, helle Riesenzellen, die, da ohne Verbindung zum Trophoblast, mütterlicher Herkunft sein dürften (Abb. 8). Infolge dieser unterschiedlichen Infiltration der Decidua durch den Trophoblast dürfte es angezeigt sein, hier anstelle von Decidua mit Grosser besser von Durchdringungszone (= Umlagerungszone = junction zone) zu sprechen. In ihr finden sich sowohl stark erweiterte, mütterliche Kapillaren mit noch intaktem Endothel als auch materne Blutextravasate, die in lakunären Aufweitungen liegen. Ausbildung und Ausdehnung der schon im Vorstadium festgestellten Chorionblasen haben deutlich zugenommen. Ihr, aus ein- und mehrkernigen, mütterlichen Zellen bestehender Boden ist stark gefaltet und z. T. zottig. Der das Blasendach bildende einschichtige Cytotrophoblast hat aus dem Blaseninhalt mütterliche Erythrocyten und Flüssigkeit (wahrscheinlich Drüsensekret) aufgenommen (Abb. 6, 7).

Der Embryo des hier anschließenden Placentationsstadiums T 3 lks. weist bereits eine gute Muskeldifferenzierung seiner vorderen Extremitäten auf. Mit Ausnahme des jetzt erstmalig erkennbaren Pancreasblastems zeigen die Leibesorgane keinen wesentlichen Entwicklungsfortschritt gegenüber den Früchten von T 4. Dagegen hat die Ausbildung der Orbitalorgane einen höheren Stand erreicht: die Hornhaut ist kräftiger geworden und das Corpus ciliare angelegt. Die Augenlider sind nicht verklebt und die Augenmuskeln, ebenso wie die gesamte Kopfmuskulatur, sehr deutlich zu unterscheiden.

Mit fortschreitender Embryogenese kommt es im peripheren Ausbreitungsgebiet der mütterlichen Placentargefäße zu deren progredienten decidualen Umhüllung, wodurch sich dann vordringender Trophoblast lichtmikroskopisch nicht mehr sicher von den kleineren Deciduazellen unterscheiden läßt. In dieser Phase dehnen sich auch die peripheren, mütterlichen Blutgefäße zunehmend zu größeren Bluträumen aus, die zum Teil ihrer Endothelauskleidung verlustig gehen (Abb. 13, 14). Daraus entstehen von Deciduazellen sowohl umschlossene als auch durchsetzte Lakunen (Abb. 15). In sie tauchen einzelne trophoblastische Resorptionsfortsätze ein, denen choriale, kernlose Erythrocyten führende Blutgefäße folgen. Die Durchdringungszone mit deutlichen und großen, vielkernigen Riesenzellen ist klar gegen Chorion und Drüsenschicht abgesetzt; in jener ist extravasales mütterliches Blut an mehreren Stellen von Syntrophoblast umgeben. Die Embryotrophe erreicht nun den Fetus über die allantoiden Gefäße, obgleich der in seinem Volumen reduzierte und nicht mehr mit dem Chorion verbundene Dottersack noch immer eine gute Blutversorgung besitzt.

Außerhalb der eigentlichen, durch die Durchdringungszone charakterisierten Placenta liegt der Cytotrophoblast dem wellenförmigen Uterusepithel, unter dem keine

deciduale Reaktion erkennbar ist, auf, so daß die den eigentlichen Placentakern umgebende Ringzone allein die Eigenschaften einer epithelio-chorialen Placenta besitzt (Abb. 16). An diesen rein epithelio-chorialen Ring schließt peripher das nicht mehr in den feto-maternen Metabolismus einbezogene Endometrium an, dessen Oberflächenepithel ohne Kontakt zum Chorion schon durch seine Wellenform (Abb. 17), im Gegensatz zum Praegravidum (s. S. 203), auf eine im Uterushorn befindliche Gravidität hinweist.

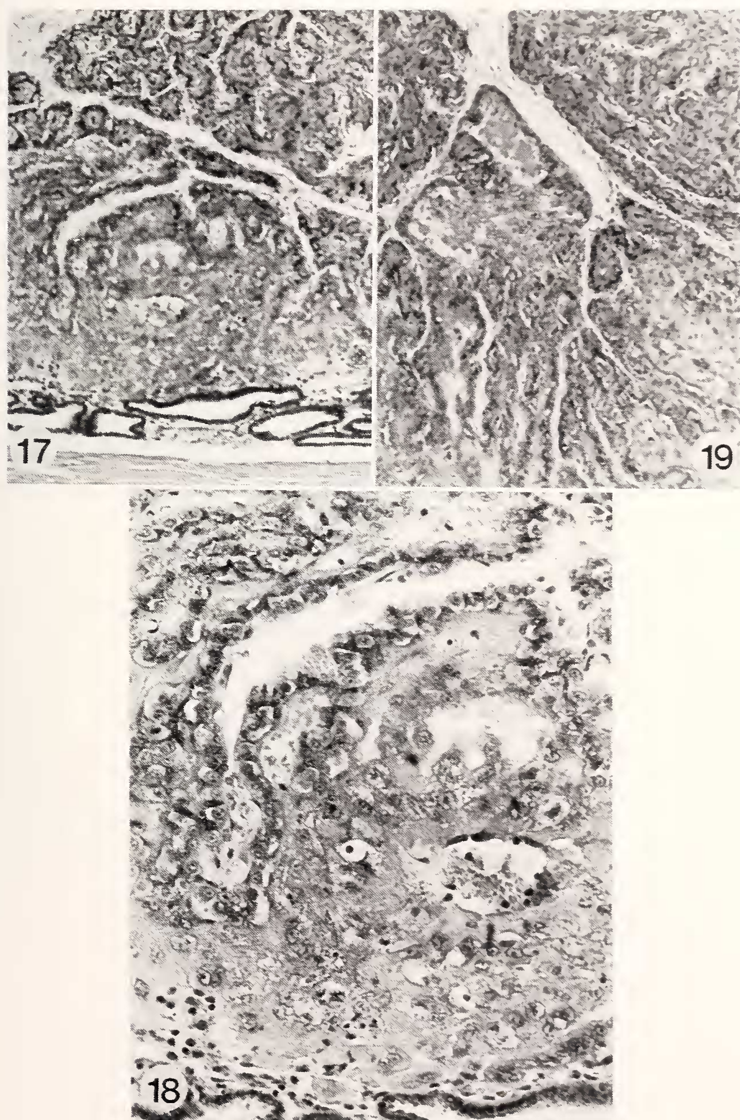


Abb. 17. Chorion hat die Drüsenschicht erreicht (S26li, 247 2 2; 100fach). — *Abb. 18.* Detail aus Abb. 17: Auflösung der Decidua basalis, mütterliche Kapillaren und Riesenzellen (250fach). — *Abb. 19.* Syndesmo-choriale, labyrinthine Reifplacenta mit Zerfallserscheinungen der Decidua (S26li, 247 2 2; 100fach)

In den beiden, bisher letzten zur Verfügung stehenden Entwicklungsstadien (S 26 li und T 6 C li) haben die Embryonen einen sehr hohen Reifegrad erreicht, was sich auch in der placentaren Situation widerspiegelt. Bei den beiden in diese Phase gehörenden Feten hat am Skelet die Hartsubstanzbildung eingesetzt und die Ausbildung der zugehörigen Muskeln erscheint abgeschlossen. Bei S 26 ist im Gegensatz zu T 6 noch kein Hautpigment abgelagert, während in beiden Fällen die Lidspalten noch verklebt und die fetalen Erythrocyten kernhaltig sind.

Bis in diese abschließenden Placentarphasen hält die invasive Tendenz des Trophoblasten zur Aufsplitterung der Durchdringungszone an, so daß diese trotz ihrer vermehrt basalwärts gerichteten Ausdehnung an Höhe abnimmt. Dadurch erreicht das Chorion mit seinen sich verzweigenden Tertiärzotten praktisch die Basis der Zona spongiosa endometrii (Abb. 18), in der nur noch wenig lockeres Bindegewebe, dagegen auffallend viele extravasale Gruppen von Erythrocyten-Schatten und in Anhäufungen liegende, mehrkernige Riesenzellen anzutreffen sind. Diese grenzen unmittelbar an die Zona glandularum. Mit dieser Chorioninvasion wurden auch die letzten Bindegewebszellen der einstigen Schwammschicht zu Deciduazellen (Abb. 19), wodurch die Placenta einen englappigen, canaliculären Bau erhielt. Das reichverästelte Chorionastwerk faßt schmale Deciduastraßen zwischen sich, in denen die einst großen und mit ihrer Lichtung leicht erkennbaren, mütterlichen Blutgefäße deutlich verkleinerten Gefäßen gewichen sind. Infolge der intradecidualen Ausdehnung und Verästelung des Choriongeflechtes wurde auch das Chorionbindegewebe auf der kindlichen Placentaroberfläche verstärkt. Die reich geästeten Zottenstämme treiben viele Chorionzotten, die längst nicht alle der Sekundär- und Tertiärgeneration angehören, in die nun schmale Durchdringungszone vor, wo sie um ihre kolbig aufgetriebenen, syncytialen Enden Auflösung des decidualen Gewebes hervorrufen. So kommt es im Zentrum des ausgesprochenen Zottenlabyrinthes, das jeglicher Abdeckung durch

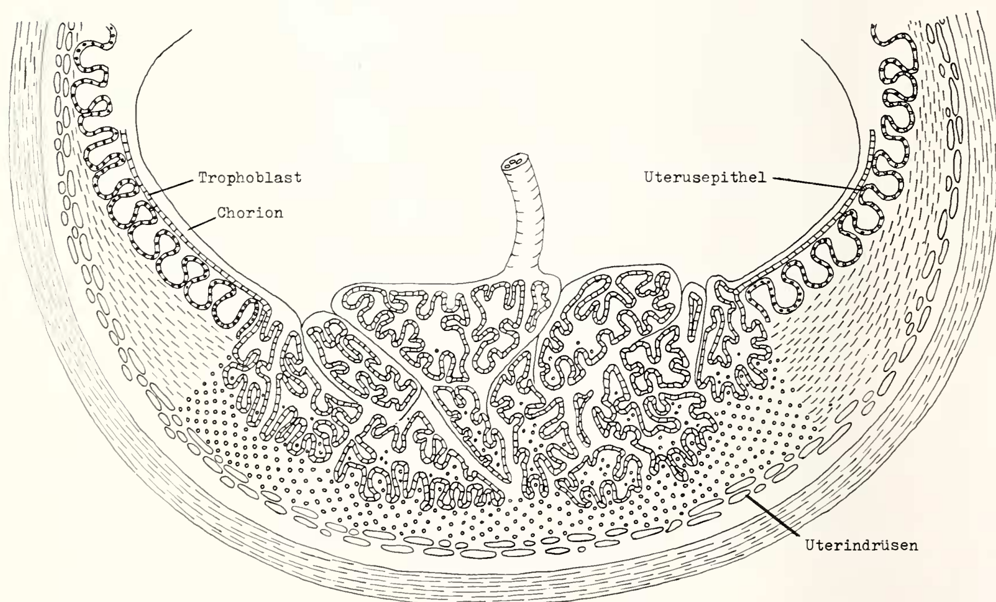


Abb. 20. Schema der zentralen syndesmo-chorialen Labyrinthplacenta mit epithelio-chorialer Ringzone

maternes Oberflächenepithel entbehrt, zur Bildung deutlicher und verschieden kalibriger, Trophoblast umschlossener Hohlräume (Abb. 20), die blutleer sind und an denen auch keine Verbindung zu Uterindrüsen nachzuweisen ist. Es darf daher angenommen werden, daß diese Hohlräume durch Lyse entstanden sind.

Dieses ausgedehnte, zentrale Placentarlabyrinth ist an seinem Rand, analog den Vorstadien, von einem deutlich gegen das Labyrinth abgesetzten epitheliochorialen Placentarring umgeben, in dem kleine, mit Drüsenausführgängen verbundene Chorionblasen vorhanden sind.

Diskussion

Die hier ausführlich dargelegten Untersuchungsergebnisse führen zur Überzeugung, die reife Mausmaki-Placenta sei ein Mischtypus, bei dem der zentrale und ausgedehnte Placentakern eine syndesmo-choriale Labyrinthplacenta ist, die von einer echten epithelio-chorialen Ringplacenta umgeben wird.

Diese Ansicht steht jedoch nicht in Einklang mit der ziemlich einheitlichen Auffassung anderer Autoren, obwohl mit Ausnahme des Nidationsgeschehens (Bluntschli 1939; Luckett 1974) die Placentation von *Microcebus* bisher weder eingehend noch kritisch untersucht wurde. Über *Microcebus* und sein feto-maternes Stoffwechselorgan sind deshalb im Schrifttum auch keine entscheidenden Angaben zu finden. Aufgrund der bisherigen, taxonomischen Zuordnung des Mausmaki zu den Lemuridae wird darum seine Placenta auch als der seiner nächsten Verwandten analog betrachtet.

Die Placenta der Lemuriden hat Strahl (1899, 1905) aufgrund seiner Untersuchungen an *Lemur mongoz* als diffuse Halbplacenta bezeichnet, worin ihm Jenkinson für *Lepidolemur* beipflichtet. In dieser Halbplacenta stecken die aus fetalem Bindegewebe bestehenden und von Chorionektoderm überzogenen Zotten in entsprechend geformten Gruben des Uterusepithels, so daß es zu keiner Ausbildung einer Decidua kommt. Bei seiner stammesgeschichtlichen Einteilung der Primaten hat Hill (1932) unter dem Einfluß der nur anthropozentrisch verständlichen, histologisch-phylogenetischen Einordnung der Placenten in den Lemuroidea die niederste Evolutionsstufe, aus der die höher entwickelten Primaten ihren Ursprung nehmen, gesehen. Deshalb charakterisiert er die Halbaffenplacenta als diffus, adeciduat und von epithelio-chorialem Typus, bei dem es zu einem Ineinandergreifen der vascularisierten Chorionzotten mit den entsprechenden Uterus-Krypten kommt. Auch bei *Microcebus* erwies sich, nach den hier vorgelegten Befunden aus den frühen Placentationsphasen die feto-materne Relation als epithelio-chorial, deren Umfang jedoch in den späteren Phasen geringer wird und der offenbar zunehmenden Invasivkraft des Trophoblasten zentrifugal weicht. Inwiefern für das Zurückweichen der Umlagerungszone vor dem „Angriff" des Chorionepithels auch eine für Mausmaki spezifische Placentarwertigkeit des Endometriums (Wislocki and Streeter 1938) im Sinn einer durch den Trophoblast gesteuerten Autolyse (Strauss 1944) mitspielt, könnte nur ein Experiment klären.

Auffällig erscheint bei noch auffällig großem Dottersack auch das etwa zeitige Zusammenfallen der sukzessiven Ablösung des chorio-omphaloiden durch den chorio-allantoiden Kreislauf mit dem Beginn der Trophoblastinvasion. Diese Relation könnte durch den in dieser Phase möglicherweise gesteigerten Bedarf des Embryo an Nähr- und Aufbaustoffen verursacht sein. Fehlende placentare Zwischenstadien gestatten es leider nicht, näher auf dieses biologische Problem einzugehen.

Auch Starck (1956, 1959) sieht unter einer gewissen Einschränkung und unter Hinweis auf ihre Problematik die Lemurenplacenta als epithelio-chorial an; dabei hält er (1956) nachdrücklich fest, daß an der Wurzel des Primatenstammes, wohin

auch die Lemuriformes gehören, Formen mit verschiedenwertigen Placentareinrichtungen standen. Ebenfalls MOSSMAN (1937) ist dieser Auffassung, wenn er in der epithelio-chorialen Lemurenplacenta eine sekundäre Vereinfachung sieht. Für STARCK (1956) ist „die Behauptung, daß die Lemuroidea eine epitheliochoriale Plazenta schlechthin besäßen, nicht aufrecht zu halten“, denn tatsächlich nehmen “die Lemuroidea in vielem eine Sonderstellung ein. Es handelt sich offenbar um eine altertümliche Gruppe, die in vielen Merkmalen den Insectivora nahesteht“. Nun ist *Microcebus murinus* eine extreme Zwergform, der HINTZSCHE (1940) (ihm standen placentare Spätstadien, die in der „Sammlung BLUNTSCHLI, Madagaskar, 1931“ fehlen, nicht zur Verfügung) eine epithelio-choriale Placenta zuschreibt, obwohl bei ihr nach STARCK (1956) der invasive Placentaanteil im Gegensatz zu den Großformen im Vordergrund stehen sollte; bei diesen „wurden die invasiven Anteile zugunsten spezialisierter epithelio-chorialer Bezirke unterdrückt“. Tatsächlich zeichnen sich die nächsten Verwandten wie *Cheirogaleus* von Mausmaki durch ansehnliche Körpergröße aus.

Aufgrund der invasiven Trophoblasttendenz und der möglichen endometralen Placentarwertigkeit ist so eine placentologische Beziehung zwischen *Microcebus murinus* und *Galago demidovii*, ebenfalls einer Zwergform, nicht von der Hand zu weisen. Auch bei *Galago* besteht ein doppelter Placentationstypus (GÉRARD 1929, 1931) bei dem analog zu Mausmaki eine zentral gelegene endothelio-choriale Zottenplacenta von einem flächenmäßig großen epithelio-chorialen Placentarbezirk umfaßt wird. Diese, innerhalb der Lemurengruppe außergewöhnliche, placentare Situation räumt *Galago* und *Microcebus* eine Sonderstellung ein, die bisher für *Galago* von einzelnen Autoren zurückhaltend betrachtet wird. Immerhin gilt in diesem Zusammenhang zu beachten, daß bei einer Tierart gleichzeitig verschiedene Placentatypen vorkommen können (STARCK 1949). Nachdem nun bei *Microcebus* für einen weiteren Zwerglemuren ein Parallelbefund erhoben werden konnte, bedarf dieses Problem der zweiartigen Placentation unbedingt einer grundlegenden Überprüfung, weil es uns der Klärung von Fragen der Evolution und Phylogenese, sowie der Physiologie der Placenta näher bringen kann.

Zusammenfassung

Bisher wurde die Lemuren-Placenta generell als epithelio-chorial geschildert, weshalb *Microcebus* den Adeciduata zugeordnet wurde. Eine Überprüfung dieser Auffassung war daher nach Vorliegen placentarer Schnittserien von *Microcebus murinus* erforderlich.

Die Untersuchung ließ erkennen, daß im „Placentationsstadium“ Syntrophoblast ins Endometrium eindringt und sich hier schrittweise gegen die Schleimhautbasis hin ausdehnt. Infolge der Trophoblastinvasion wird die Mucosa uterina decidualisiert und im Bereich des vordringenden Syncytiums zur Durchdringungszone. Infolge einer gewissen endometralen Abwehrbereitschaft mit noch unbekanntem Mechanismus dehnt sich der Syntrophoblast auch gegen den Cytotrophoblast hin aus, wodurch es auf der kindlichen Seite zu dem charakteristischen Faltenreichtum der Lemurenplacenta und zur Bildung von mit Uterindrüsen in Verbindung stehenden Chorionblasen kommt. Unter teilweisem Endothelverlust dehnen sich die intradecidualen Blutgefäße sukzessiv zu Lakunen aus. Mit Beginn der Placentation wird das omphaloide durch das allantoide Gefäßsystem ersetzt. In den späten Placentationsstadien ist die Durchdringungszone stark reduziert und ein reich verästeltes Choriongerüst faßt nur noch schmale Deciduastrassen zwischen sich bzw. umgibt Zerfallsherde. Außerhalb des durch die Durchdringungszone charakterisierten Placentakernes liegt Cytotrophoblast dem durch Faltenbildung in seiner Oberfläche vergrößerten Uterusepithel auf, unter dem jegliche deciduale Reaktion fehlt.

Danach ist die Mausmaki-Placenta ein Mischtypus; sein zentraler Placentakern ist eine syndesmo-choriale Labyrinthplacenta, die von einer epithelio-chorialen Ringplacenta umgeben wird. Aufgrund des zweiartigen Placentationstypus bei *Microcebus murinus* ergibt sich eine placentologische Beziehung zu *Galago demidovii*.

Summary

The placenta of Microcebus murinus Miller

Until now, the placenta of the lemurids has been described as epithelio-chorial and therefore *Microcebus* was classified with the Adeciduata. A reexamination of this opinion became necessary upon obtaining new series of placental sections of *Microcebus murinus.*

Examination showed that in the "stage of placentation" the syntrophoblast enters into the endometrium and gradually expands towards the basis of the mucosa. Due to the invasion of the trophoblast the mucosa uterina becomes decidualized and becomes the junction zone in the region of the advancing syncytium. Because of a certain endometrial defensiveness, whose mechanism is still unexplored, the syntrophoblast expands also towards the cytotrophoblast. This causes on the embryonic side the characteristic, rich folding of the lemur placenta and the formation of chorionic vesicles connected with uterine glands. With a partial loss of the endothelium the intradecidual blood vessels gradually expand into lacunae. With the inception of placentation the zone of penetration the omphaloid vessel system is replaced with the allantoic. In the late stages of placentation the zone of penetration is strongly reduced and a richly branched-out chorionic structure contains only narrow avenues of decidua, or surrounds areas of decay. Outside of the placental center, which is characterized by the zone of penetration, the cytotrophoblast rests upon the uterine epithelium whose surface has been enlarged through folding and below which no decidual reaction exists.

The Mausmaki placenta therefore is a mixed type; its placental center is a syndesmochorial labyrinthine placenta, which is surrounded by an epithelio-chorial, ring-shaped placenta. Because the placenta of *Microcebus murinus* consists of two different types, a placentologic relationship with *Galago demidovii* is evident.

Literatur

Arey, L. B. (1959): Developmental Anatomy. 6th ed. Philadelphia and London: W. B. Saunders Comp.

Bluntschli, H. (1939): Frühe Entwicklungsstadien von *Microcebus murinus.* Bio-Morphosis **1**, 333—334.

Gérard, P. (1929): Contribution à l'étude de la placentation chez les Lémuriens. A propos d'une anomalie de la placentation chez *Galago demidoffi* (Fisch). Arch. Anat. micr. **25**, 56—68.

— (1931): Les stades précoces de l'ontogénèse chez *Galago demidoffi* et les problèmes du mésoblaste primitif chez l'embryo humain. Bull. Acad. Méd. Belg. **17**, 662—682.

Grosser, O. (1927): Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation des Menschen und der Säugetiere. Dtsche Frauenhlkde **5**, 1—454.

Hill, J. P. (1932): The developmental history of the Primates. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **221**, 45—178.

— Burne, R. H. (1922): The foetal membranes and placentation of *Chiromys madagascariensis,* Proc. Zool. Soc. London. 1145—1170.

— Ince, F. E.; Subba Rau, A. (1928a): The mode of vascularization of the chorion in the lemuroidea and its phylogenetic significance. C. R. Ass. Anat. **23**, 196—200.

— — — (1928b): The development of the foetal membranes in Loris, with special reference to the mode of vascularisation of the chorion in the Lemuroidea and its phylogenetic significance. Proc. Zool. Soc. London. **2**, 699—716.

Hintzsche, E. (1940): Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois (nach Untersuchungen an *Microcebus murinus* und an Centetidae). Z. mikr.-anat. Forsch. **48**, 54—107.

Jenkinson, J. W. (1915): The placenta of the lemur. Quart. J. micr. sci. **61**, 171—184.

Leiser, R. (1975): Kontaktaufnahme zwischen Trophoblast und Uterusepithel während der frühen Implantation. Anat., Histol., Embryol. **4**, 63—86.

Luckett, W. P. (1974): Comparative development and evolution of the placenta in Primates. In: W. P. Luckett (ed.), Reproductive Biology of the Primates. Contrib. to Primatol. **3**, 142—234.

Milne-Edwards, A. (1871): Observations on some points in the embryology of the Lemuroidea, and on the zoological affinities of the animals. Ann. Mag. nat. Hist. **8**, 438—440.

— Grandidier, A. (1875): Du placenta et des enveloppes foetales des Lémuriens. In: Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar. Vol. IX. Histoire naturelle des mammifères. Paris.

Mossman, H. W. (1937): Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory structures. Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 479, Contrib. Embryol. **26**, 129—246.

Starck, D. (1949): Ein Beitrag zur Kenntnis der Placentation bei den Macroscelididen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **114**, 319—339.
— (1956): Primitiventwicklung und Plazentation der Primaten. In: H. Hofer, A. H. Schultz, D. Starck (ed.): Primatologia, Vol. 1, 723—886.
— (1959): Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. In: J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck (ed.): Handb. d. Zoologie, Bd. **8**, 1—276. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
Strahl, H. (1899): Der Uterus gravidus von *Galago agisymbanus*. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **26**, 155—199.
— (1905): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Placenta (Lemuriden, *Viverra civetta* und *Centetes ecaudatus*). Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **27**, 263—319.
Strauss, F. (1944): Die Implantation des Keimes, die Frühphase der Placentation und die Menstruation. Bern: Verlag Paul Haupt.
Turner, W. M.: On the placentation of the Lemurs. Trans. Roy. Soc. London. **166**, 569—587.
Wislocki, G. B.; Streeter, G. L. (1940): On the implantation of the macaque *(Macaca mulatta)* from the time of implantation until the formation of the definitive placenta. Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 496, Contrib. Embryol. **27**, 1—66.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Rosemarie Reng, Studerstraße 68, CH-3004 Bern

Investigations on the sciurid manus

II. Analysis of functional complexes by morphological integration and by coefficients of belonging

By Ch. A. Long and J. Captain

Receipt of Ms. 6. 10. 1976

Introduction

Functional complexes were studied by correlations in the bones of the manus of three different squirrels and compared with those of aerial bats. The analysis of correlation matrices was accomplished two ways, by using measures of morphological integration (Olson and Miller 1958; see van Valen 1965) and also, for the first time in biology, a relatively simple factor analytical method using "coefficients of belonging" (Harman 1967). Patterns of variation were observed, and the studies on correlation were performed to relate structure of the sciurid forefoot with its functions.

Methods

The bones of the right forelimbs of Wisconsin adult *Glaucomys volans* (30) and of the manus in *Spermophilus tridecemlineatus* (20) and *Sciurus carolinensis* (20) were boiled at low temperature in ammonia hydroxide and cleaned. The small bones were measured in microns by means of a Gaertner Slide Micrometer. Dial calipers accurate to 0.02 hundreths of a millimeter were used for the radius and humerus. The *Spermophilus* and *Glaucomys* were difficult to clean, until the partially cleaned bones were softened and cleared in petri dishes containing glycerin. All measurements were made at 20 °C, and each bone was measured three times.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 214—221
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7